

OBSERVATIONS SUR L'HÉTÉROPHYLLIE DANS LES ILES MASCAREIGNES

par F. FRIEDMANN & Th. CADET

RÉSUMÉ : Les auteurs présentent un type d'hétérophyllie liée aux formes de jeunesse, les plantes juvéniles ayant des feuilles plus petites que les adultes. Après avoir étudié la répartition géographique, la distribution taxonomique et certains aspects de l'écologie des espèces hétérophyllies, ils attribuent à la sécheresse du milieu le déterminisme global du phénomène. Ce type d'hétérophyllie peut être considéré comme une forme biologique particulière adaptée à ce milieu.

SUMMARY : The heterophyly here dealt with is that of juvenile microphyllly versus adult mesophyly. Account is given of the geographical and taxonomic distribution of heterophyll species. There is a significant relation between the occurrence of heterophyly and the xeric condition of the environment. This type of heterophyly may be considered as a special life-form adapted to that environment.

* * *

Un certain nombre d'espèces ligneuses des îles Mascareignes (La Réunion, Maurice et Rodrigues) présentent au cours de la croissance des variations remarquables de leur feuillage.

Les dimensions et la forme des feuilles dans les premières années suivant la germination sont très différentes de celles de l'adulte, à tel point que, sans des indications précises du collecteur, il est impossible, en herbier, de déterminer ce type de plantes juvéniles¹.

Non seulement les jeunes plants sont différents des adultes mais également les rejets de souche (arbre coupé par exemple) et les rejets qu'un individu adulte émet spontanément à sa base.

On trouve fréquemment sur une même plante la forme juvénile et la forme adulte. Ce fait est important par ses implications physiologiques et donne évidemment une preuve irréfutable de l'appartenance à une même espèce, de morphologies foliaires parfois étonnamment différentes.

Beaucoup d'arbres de la forêt tropicale (*Mimusops*, *Calophyllum*, etc.) présentent des formes de jeunesse à feuilles plus grandes que celles des adultes. Nous envisageons ici l'hétérophyllie inverse, celle où la surface du limbe juvénile est plus petite que celle de l'adulte.

1. CAVANILLES (1785) a créé plusieurs espèces affines de *Dombeya acutangula* sur des termes de passage entre la forme juvénile et la forme adulte de cette espèce.

La forme juvénile est « marquée » par la surface réduite des feuilles et le passage au stade adulte est visualisé par l'acquisition de feuilles normales.

La phase juvénile n'est pas éphémère mais dure plusieurs années après la germination. La durée de cette phase semble conditionnée par le milieu. Ainsi à Rodrigues (surtout à Plaine Corail), la phase juvénile microphyllé¹ est indéfiniment prolongée. Des *Elæodendron*, *Diospyros*, *Scolopia*, y prennent la forme de buissons bas à souche épaisse et on peut estimer leur âge à plusieurs dizaines d'années. A La Réunion par contre, le passage à la forme adulte peut se produire après 5 ou 10 ans.

La forme microphyllé ne fleurit jamais même lorsqu'elle devient très « âgée » comme à Rodrigues (sauf exception, voir ch. V, § 3).

A la microphyllie juvénile s'ajoute parfois une modification de la forme de la feuille dans le sens d'une plus grande complexité. Ainsi, la feuille juvénile est disséquée chez une espèce à feuilles adultes simples, ou bien, chez une espèce à feuilles composées, le nombre de folioles est beaucoup plus grand au stade juvénile qu'au stade adulte.

Sur une branche à feuillage adulte nous n'avons jamais observé de pousse juvénile (après une lésion par ex.). La forme juvénile ne subsiste ou réapparaît sur un individu adulte que dans la zone qui « a été juvénile » au cours du développement, c'est-à-dire à la base du tronc et jusqu'à une hauteur variable suivant les espèces. Une réversion de l'état adulte vers l'état juvénile semble donc impossible.

Ces quelques observations permettent de cerner le phénomène que nous allons tenter d'analyser.

Ce type d'hétérophyllie, moins fréquent, semble-t-il, que le type inverse (feuilles juvéniles plus grandes que les adultes) a été signalé en Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Calédonie et, par BALFOUR, à Rodrigues dès 1879. VAUGHAN & WIEHE (1939), dans leurs travaux sur la végétation de l'île Maurice, montrent, sur un petit nombre d'espèces, que ce phénomène est lié au milieu. A La Réunion, RIVALS (1952) arrive à la même conclusion. Nous présentons ici un inventaire, mis à jour, des espèces hétérophyllées des Mascareignes, une étude de leur répartition et de leur écologie, et une discussion sur la signification du phénomène.

I. — LES DIVERSES FORMES DE JEUNESSE MICROPHYLLÉES

Pour certaines espèces nous n'avons vu que des plantes juvéniles (marquées J dans les listes ci-dessous) d'une part et des plantes adultes à feuilles normales d'autre part. La détermination de ces jeunes a pu être faite grâce à la proximité des porte-graines adultes, en procédant par élimination.

Chez d'autres espèces (*Fernelia*, *Scolopia*, *Elæodendron*, etc.) la forme foliaire observée sur les jeunes plants se retrouve absolument identique

1. Microphyllé par rapport à l'adulte et non en valeur absolue au sens de RAUNKJÆR.



Pl. 1. — 1, *Scolopia heterophylla*; 2, *Mathurina penduliflora*; 3, *Seyphochlamys revoluta*; 4, *Sideroxylon galeatus*.
 (Chaque espèce est représentée par un rameau adulte à gauche et juvénile à droite).

sur les rejets spontanés ou provoqués (marqués R dans les listes ci-dessous). Cette identité de la forme modifiée du jeune plant et celle des rejets ayant été établie dans la majorité des cas, il est légitime de généraliser et d'admettre que l'hétérophylie existe aussi chez les jeunes individus d'espèces où seuls les rejets ont été observés (*Gymnosporia*, *Otax*, *Scyphochlamys*, *Vitis*).

Chez un grand nombre d'espèces, les adultes présentent spontanément des rejets ou des vestiges de la phase juvénile à la base du tronc; chez d'autres, on n'en observe jamais, sauf si l'arbre a été coupé (*Mathurina*).

Nous distinguerons 3 sortes de feuilles juvéniles :

- les feuilles seulement miniaturisées par rapport à la feuille adulte mais de même forme générale;
- les feuilles linéarisées;
- les feuilles disséquées.

Les 3 catégories retenues (miniaturisation, linéarisation, dissection) ne sont pas absolument homogènes. Si, à la feuille adulte à nervation palmée correspond une feuille juvénile palmatiséquée, les feuilles miniaturisées, linéarisées ou pennatiséquées ont toutes une nervation du type penné.

Chez *Carissa* la réduction est accompagnée de spinescence sur les axes, chez *Scolopia* sur la marge des feuilles, etc.

On peut néanmoins admettre ces catégories comme une première approximation et dans un but de présentation.

Une telle classification des formes de jeunesse, suivant le type de modification, a déjà été tentée par BALFOUR (1879) pour les plantes de Rodrigues. Nous y ajouterons nos observations récentes dans cette même île confirmant celles de BALFOUR, ainsi que celles faites à Maurice et à La Réunion. Toutes les espèces citées ont été vues dans leur milieu naturel, sauf *Randia heterophylla*, de Rodrigues, qui n'a pas été retrouvée.

L'hétérophylie n'avait pas encore été signalée chez une vingtaine des 48 espèces citées ici.

1. MINIATURISATION DES FEUILLES

Elle s'observe chez les espèces suivantes :

		MAU.	RÉU.	ROD.
<i>Carissa xylopicron</i> Thouars	J Apocynacées	»	»	»
<i>Fernelia buxifolia</i> Lam.	JR Rubiacées	»	»	»
<i>Erythroxyton hypericifolium</i> Lam.	JR Erythroxylacées	»	»	»
<i>Grangeria borbonica</i> Lam.	J Rosacées	»	»	
<i>Ludia mauritiana</i> J. F. Gmel.	JR Flacourtiacées	»	»	
<i>Psidium dentata</i> DC.	J Composées	»	»	»
<i>Scutia commersonii</i> Brongn.	JR Rhamnacées	»	»	»
<i>Securinea durissima</i> J. F. Gmel.	JR Euphorbiacées	»	»	»
<i>Scolopia heterophylla</i> (Lam.) Sleumer	JR Flacourtiacées	»	»	»

Ce sont les cas les plus simples d'hétérophylie puisque la feuille n'est pas modifiée dans son organisation mais sa croissance est seulement arrêtée très rapidement.

2. LINÉARISATION DES FEUILLES JUVÉNILES

Les feuilles juvéniles ont un limbe étroit et allongé, à bords presque parallèles, souvent plus long que les feuilles adultes. Ce type de modification est le plus fréquent.

		MAU.	RÉU.	ROD.
<i>Bremontiera ammoxylon</i> DC.	J Papilionacées		»	
<i>Clerodendron heterophyllum</i> R. Br.	JR Verbénacées	»	»	
<i>Diospyros diversifolia</i> Hiern.	JR Ebénacées			»
<i>Dombeya</i> aff. <i>ferruginea</i> Cav.	R Sterculiacées			»
<i>Eleocharis orientalis</i> Jacq.	JR Céléstracées	»	»	»
<i>Eugenia cotinifolia</i> Jacq.	JR Myrtacées	»	»	»
<i>Fœtidia mauritiana</i> Lam.	J Lécythidacées	»	»	»
<i>Gastonia cutispongia</i> Lam.	R Araliacées	»	»	»
<i>Gymnosporia trigyna</i> Baker	R Céléstracées	»		
<i>Mathurina penduliflora</i> Balf. f.	R Turnéracées			»
<i>Maillardia borbonica</i> Duchartre	J Moracées		»	
<i>Olax psittacorum</i> (Lam.) Vahl	R Olacacées	»	»	
<i>Pleurostylia pachyphloea</i> Tul.	JR Céléstracées	»	»	»
<i>Psidium coronopus</i> Benth. & Hook.	R Composées			»
<i>Pyrostria trilocularis</i> Balf. f.	R Rubiacées			»
<i>Randia heterophylla</i> Balf. f. (non vu)	? »			»
<i>Scyphochlamys revoluta</i> Balf. f.	R »			»
<i>Secamone saligna</i> Dcne	JR Asclépiadacées	»	»	
<i>Sideroxylon galeatus</i> (Hill.) Baehn.	R Sapotiacées			»
<i>Stillingia lineata</i> (Lam.) Muell. Arg.	JR Euphorbiacées	»	»	
<i>Tanulepis sphenophylla</i> Balf. f.	R Asclépiadacées			»
<i>Tylophora laevigata</i> Dcne	JR »	»	»	»
<i>Terminalia Benzoe</i> (L.) L.f.	J Combrétacées	»	»	
<i>Vitis mappia</i> (Lam.) Baker	R Vitacées	»		

Chez *Bremontiera* (*Indigofera*?), la feuille juvénile est constituée d'un limbe linéaire articulé sur une partie basale très réduite. Au cours de la croissance, on assiste à une réduction de la portion linéaire tandis que la base s'allonge et s'élargit pour constituer seule le limbe de la feuille adulte, l'appendice terminal disparaissant totalement (Pl. 3, 8).

3. DISSECTION DES FEUILLES JUVÉNILES

Les feuilles juvéniles sont pennatiséquées ou palmatiséquées alors que les adultes sont entières ou simplement lobées. Chez les espèces à feuilles adultes composées, les feuilles juvéniles ont des folioles réduites mais en nombre beaucoup plus grand que les feuilles adultes ou bien les folioles sont elles-mêmes pennatiséquées (*Molinæa*). Nous groupons dans cette catégorie toutes les espèces dont les feuilles juvéniles sont plus complexes que les feuilles adultes.

FEUILLES JUVÉNILES PENNÉES OU PENNATISÉQUÉES :

		MAU.	RÉU.	ROD
<i>Acacia heterophylla</i> (Lam.) Willd.	JR Légumineuses		»	
<i>Clerodendron laciniatum</i> Balf.f.	R Verbénacées			»
<i>Doratoxylon apetalum</i> (Poir.) Radlk.	JR Sapindacées	»	»	»
<i>Dombeya populnea</i> (Cav.) Baker	JR Sterculiacées	»	»	
<i>Quivisia heterophylla</i> Cav.	JR Méliacées	»	»	»
<i>Zanthoxylum heterophyllum</i> (Lam.) Sm.	JR Rutacées	»	»	
<i>Zanthoxylum paniculatum</i> Balf.f.	JR »			»
<i>Aphloia theaeformis</i> (Vahl) Bennett	J Flacourtiacées	?	»	
<i>Molinæa alternifolia</i> Willd.	J Sapindacées	?	»	

Les *Doratoxylon* et *Zanthoxylum* ont des feuilles juvéniles possédant 3 à 5 fois plus de folioles que les adultes. De plus les *Zanthoxylum* juvéniles sont épineux (rachis des feuilles et axes), alors que les adultes sont inermes.

FEUILLES JUVÉNILES PALMATISÉQUÉES :

		MAU.	RÉU.	ROD.
<i>Dombeya acutangula</i> Cav.	JR Sterculiacées	»	»	»
<i>Ficus morifolia</i> Lam.	JR Moracées		»	
<i>Hibiscus columnaris</i> Cav.	R Malvacées	»	»	
<i>Hibiscus liliiflorus</i> Cav.	JR » »		»	
<i>Obetia ficifolia</i> Gaud.	R Urticacées		»	»
<i>Rutizia variabilis</i> Jacq.	R Sterculiacées		»	

II. — DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE
DES ESPÈCES HÉTÉROPHYLLES

Presque toutes les espèces citées sont des plantes thermophiles ayant leur optimum de croissance au-dessous de 800 m d'altitude (sauf *Acacia*, 1 500-2 000 m).

Dans les deux grandes Mascareignes (Maurice et La Réunion), les espèces hétérophylls sont concentrées dans les régions occidentales plus sèches dites « Sous le Vent ». Plus rares sont celles qui se rencontrent aussi dans la zone « Au Vent », plus humide car soumise au choc direct des alizés d'Est Sud-Est. Ces espèces sont : *Grangeria borbonica*, *Maillardia borbonica*, *Aphloia theaeformis*, *Molinæa alternifolia*, *Ficus morifolia*, *Acacia heterophylla*, *Doratoxylon apetalum*, *Hibiscus liliiflorus*.

A La Réunion, elles sont toutes (sauf les précédentes) inféodées au « secteur mégathermique sec » au sens de RIVALS (1952). Cet auteur a souligné l'abondance dans cette région des espèces présentant un dimorphisme foliaire : sur la soixantaine de plantes ligneuses que compte la végétation de ce « secteur », 22 espèces sont nettement hétérophylls, soit plus du tiers, dont 15 strictement limitées à cette basse région occidentale ; 7 habitent aussi la région orientale humide mais y sont rares et dans des conditions édaphiques particulières.

De nos jours, on ne les rencontre plus que dans des vestiges de végétation naturelle plus ou moins dégradée, accrochés aux falaises abruptes



Pl. 2. — 1, *Vitis mappia*; 2, *Doratoxylon apetalum*; 3, *Dombeya populnea*; 4, *Ruizia variabilis*.
 (Chaque espèce est représentée par un rameau adulte à gauche et juvénile à droite).

qui encaissent les torrents de l'Ouest : versant droit de la Rivière de St-Denis, Ravine de la Grande Chaloupe, vallées de la Rivière des Galets, du Bras de Cilaos, et du Bras de la Plaine.

Un certain nombre d'espèces, à la faveur d'un relèvement des isothermes et d'une grande sécheresse édaphique, parviennent à s'installer dans les cirques de Cilaos et Mafate jusqu'à 1 000-1 100 m (*Eleodendron*, *Zanthoxylum*, *Dombeya acutangula*, *Pleurostylia*, *Bremontiera*).

Quelques espèces, parmi les endémiques les plus intéressantes, ne s'observent plus qu'à l'état d'individus isolés dans une végétation secondaire hostile et sont menacées d'extinction (*Bremontiera*, *Clerodendron heterophyllum*, *Ruizia variabilis*).

A l'île Maurice, les espèces hétérophylles sont essentiellement cantonnées, dans la région Sous le Vent, aux pentes des inselbergs : Junction Peak, Corps de Garde, Montagne du Rempart, Trois Mammelles, Morne Brabant, etc. Parmi elles, deux endémiques mauriciennes : *Gymnosporia trigyna* et *Vittia mappia*.

A l'île Rodrigues, la dissymétrie climatique entre les versants Ouest et Est étant peu sensible et l'altitude n'excédant pas 400 m, les espèces hétérophylles se rencontrent un peu partout dans l'île mais les cas les plus spectaculaires d'hétérophylie (intensité du phénomène, densité d'individus et nombre d'espèces) peuvent être observés sur la Plaine Corail (WIEHE, 1949; CADET, 1972), zone à substrat calcaire, à pluviométrie faible et fortement exposée à des vents quasi permanents.

Parmi les espèces endémiques de cette île et à hétérophylie très marquée, citons : *Diospyros diversifolia*, *Mathurina penduliflora*, *Scyphochlamys revoluta*, *Clerodendron laciniatum*, *Sideroxylon galeatus*.

III. — ÉCOLOGIE DES ESPÈCES HÉTÉROPHYLLÉS

L'hétérophylie se manifeste donc essentiellement dans les régions les plus sèches des Mascareignes.

Si l'on se réfère uniquement aux moyennes annuelles de pluviométrie, la sécheresse dans les 3 îles apparaît toute relative.

A Rodrigues, les précipitations annuelles les plus faibles sont rarement inférieures à 1 m et dans les régions les plus élevées, le total dépasse souvent 1 500 mm.

Les régions occidentales de l'île Maurice reçoivent entre 500 et 1 600 mm de pluie par an.

A La Réunion, le minimum de pluies est enregistré sur le littoral Ouest (600 mm à St-Gilles) et, à l'altitude où se rencontrent encore des espèces hétérophylles (700-800 m), la pluviométrie atteint déjà 1 500 mm.

Mais dans chacune des 3 îles, quelle que soit l'exposition et plus particulièrement dans les régions Sous le Vent, les hauteurs annuelles moyennes n'ont pas une grande signification du point de vue écologique.

En effet, ces pluies sont très inégalement réparties dans l'année et des pluviométries importantes peuvent être concentrées sur des périodes très

courtes, liées au passage sur les îles ou à leur voisinage de perturbations cycloniques. A Rodrigues, il peut tomber en un seul mois le 1/3 du total annuel. Dans l'ensemble des Mascareignes, les mois de saison chaude (décembre à avril) reçoivent entre les 2/3 (région au Vent) et les 4/5 (région Sous le Vent) des précipitations de l'année. A La Réunion, et dans la zone où croissent préférentiellement les espèces hétérophylles, il ne tombe qu'entre 100 et 300 mm au cours des 7 mois de saison fraîche. Comme les températures moyennes du mois le plus froid varient entre 15 et 20°, on conçoit que dans cette région, il règne chaque année plusieurs mois écologiquement secs malgré la quantité totale annuelle de pluies relativement importante.

Il faut ajouter que les pentes toujours fortes rendent le ruissellement important et qu'une bonne partie de l'eau s'infiltré profondément dans un substratum perméable en grand.

Autant qu'on puisse en juger d'après leur répartition actuelle, notamment à La Réunion, le caractère plus ou moins xérophile des espèces hétérophylles est souligné par le fait qu'elles se maintiennent uniquement sur des falaises abruptes et très ensoleillées, sur des crêtes exposées, donc dans des milieux presque constamment secs. Il est remarquable de constater que les quelques espèces xérophiles qui s'aventurent en zone humide (*Eladendron*, *Gastonia*, *Zanthoxylum*, *Scolopia*) ne prospèrent que sur des coulées de laves récentes encore intactes, très perméables. Malgré l'humidité du climat, il semble qu'elles puissent se développer grâce à la sécheresse relative du substrat. On ne trouve effectivement jamais de jeunes individus de ces espèces dans les forêts climaciques hygrophiles établies sur des sols évolués et pourtant situées dans le même contexte climatique.

Certaines espèces citées dans nos listes (*Aphloia*, *Doratoxylon* et *Molinæa*) ne manifestent pas d'hétérophylie dans la forêt hygrophile. Mais lorsqu'elles se développent dans la zone plus sèche, elles présentent une forme juvénile microphyllie. Ces 3 espèces ne sont donc hétérophylles que lorsque leur habitat devient plus sec et tend vers la limite inférieure de leurs besoins hydriques.

IV. — DISTRIBUTION TAXONOMIQUE DE L'HÉTÉROPHYLLIE

Dans les listes ci-dessus, on voit que l'hétérophylie apparaît dans un large éventail de familles allant des Urticacées aux Composées. Toutes les espèces citées sont arborescentes ou arbustives, sauf les Asclépiadacées qui sont des lianes ligneuses.

Ce type d'hétérophylie semble donc apparaître exclusivement chez des plantes ligneuses. Nous n'avons pas trouvé aux Mascareignes d'espèces herbacées hétérophylles. (BALFOUR a décrit une Composée herbacée, vivace, de Rodrigues (*Abrotanella rhynchocarpa*), qui serait hétérophylle. Les feuilles sont d'abord simples puis progressivement disséquées, donc une succession inverse des autres espèces. Cette plante n'a jamais été retrouvée depuis BALFOUR).

Les plantes hétérophylles sont également toutes sempervirentes. Certaines peuvent se défeuiller partiellement à un rythme bi- ou tri-annuel.

L'absence d'hétérophylie chez les Ptéridophytes et les Monocotylédones semble être liée au manque ou à la rareté d'espèces ligneuses dans ces groupes.

Les Sterculiacées et les Rubiacées ont chacune 4 espèces hétérophylles¹ mais il s'agit de familles ayant la plus grande richesse spécifique aux Mascareignes et ce sont presque exclusivement des plantes ligneuses.

La rareté des Légumineuses (une seule espèce) est en rapport avec le petit nombre d'espèces indigènes.

Certains taxons ne sont représentés dans les Mascareignes que par des espèces hétérophylles : *Mathurina* (Turnéracées), *Fatidia* (Lécythidacées), *Clerodendron* (Verbénacées).

Un certain nombre de genres ont à la fois des espèces hétérophylles et d'autres qui ne le sont pas.

Dombeya: *D. populnea* et *D. acutangula*, hétérophylles; *D. pilosa*, *D. elegans*, *D. reclinata*, etc. sont des espèces à feuilles juvéniles souvent plus grandes que les adultes.

Sideroxylon: *S. galeatus* de Rodrigues, hétérophylle, alors que d'autres espèces comme *S. borbonicum* et *S. majus* ne le sont pas.

Erythroxyton: *E. hypericifolium* est hétérophylle (feuilles adultes nanophylles et feuilles juvéniles leptophylles dans la classification de RAUNKIAER et *E. laurifolium* a des feuilles toutes mésophylles.

Quivisia: *Q. heterophylla*... opposée à *Q. decandra*.

Diospyros: *D. diversifolia* est une espèce hétérophylle de Rodrigues tandis que *D. melanida*, de Maurice et de La Réunion, n'est pas hétérophylle.

On voit donc que la microphyllie juvénile se rencontre dans des familles très diverses et ne concerne que certaines espèces au sein d'un genre. Des espèces d'un même genre peuvent avoir des formes juvéniles de type différent : l'un des *Clerodendron* est linéarisé, l'autre est disséqué; de même pour *Dombeya* aff. *ferruginea* opposé à *D. populnea*.

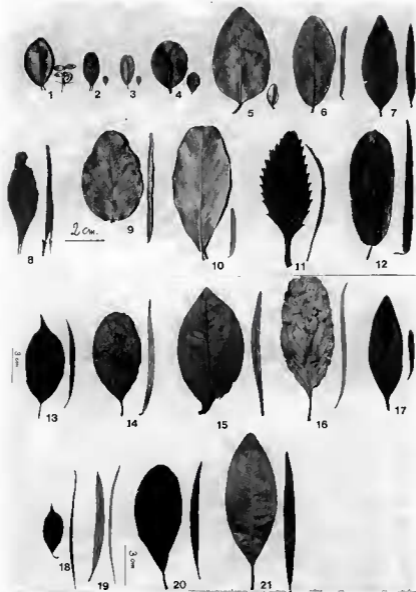
L'hétérophylie se manifeste de façon indépendante chez chacune de nos espèces. C'est un caractère de niveau spécifique donc d'acquisition relativement récente. Son existence chez un aussi grand nombre d'espèces très diverses ne peut s'expliquer par des affinités phylogéniques. On pourrait plutôt la considérer comme une manifestation de la spéciation.

V. — SIGNIFICATION DE L'HÉTÉROPHYLLIE

1. RELATION AVEC LES BESOINS HYDRIQUES

Si nous comparons l'écologie des espèces hétérophylles et normales dans chacun des 5 genres précédents (*Dombeya*, etc.), la liaison entre hétérophylie et xérophilie apparaît nettement. Dans chaque genre les

1. *Coffea vaughani* Leroy, endémique de Maurice, semble avoir aussi une forme juvénile ± linéarisée.



Pl. 3. — 1, *Carissa xylopicron*; 2, *Fernella buxifolia*; 3, *Erythroxylum hypericifolium*; 4, *Scutia commersonii*; 5, *Securinea durissima*; 6, *Diospyros diversifolia*; 7, *Otaxis psittacorum*; 8, *Bremontiera amoxylon*; 9, *Eugenia cotinifolia*; 10, *Pleurostylia pachyphloea*; 11, *Psiadia coronopus*; 12, *Tylophora levigata*; 13, *Clerodendron heterophyllum*; 14, *Eleocharis orientalis*; 15, *Fetidia mauritana*; 16, *Gymnosporia trigyna*; 17, *Pyrostria trilocularis*; 18, *Tanulepis sphenophylla*; 19, *Secamone satigna*; 20, *Terminalia bentzoe*; 21, *Stillingia lineata*. (Chaque espèce est représentée par un rameau adulte à gauche et juvénile à droite).

espèces hétérophylles sont limitées aux régions xéothermiques alors que les espèces normales croissent dans les forêts hygrophiles. La même liaison se retrouve chez *Aphloia*, *Doratoxylon* et *Molinæa* qui ne sont hétérophylles que dans les stations les plus sèches de leur aire. En fait, sur 48 espèces hétérophylles, 5 seulement sont franchement hygrophiles : *Grangeria borbonica*, *Maillardia borbonica*, *Ficus morifolia*, *Hibiscus liliiflorus* et *Acacia heterophylla*. Dans 90 % des cas la microphyllie des stades juvéniles est donc bien liée à une xérophilie plus ou moins marquée.

Cette relation a déjà été soulignée par VAUGHAN & WIEHE (1939) en comparant les dimensions foliaires de quelques espèces de l'Ile Maurice vivant à la fois à basse et à haute altitude dans un climat plus humide. Pour ces auteurs, ce type d'hétérophyllie peut être considéré comme un caractère xéromorphique.

Quel que soit le type de modification (linéarisation, dissection, etc.) des feuilles juvéniles, le résultat pour toutes les espèces est une réduction de la surface foliaire chez les plantes juvéniles par rapport aux adultes. Les quelques données ci-dessous le montrent clairement :

ESPÈCES	SURFACE DE LA FEUILLE ADULTE (mm ²)	SURFACE DE LA FEUILLE JUVÉNILE (mm ²)	RAPPORT
<i>Diospyros diversifolia</i>	610	44	env. 14
<i>Mathurina penduliflora</i>	1 850	200	env. 9
<i>Scolopia heterophylla</i>	1 700	40	env. 42
<i>Securinea durissima</i>	700	20	env. 35
<i>Ruizia variabilis</i>	3 000	600	env. 5

La modification juvénile pourrait donc être liée à l'économie de l'eau à ce stade du développement. Étant donné le biotope de ces espèces, l'alimentation des jeunes plants à enracinement superficiel est fréquemment déficiente alors que les adultes au système racinaire plus développé et plus profond se trouvent rarement en situation critique.

La réduction de la surface foliaire entraîne une diminution de la transpiration et favorise ainsi la survie des plantules, pendant la phase d'installation du système racinaire. La phase juvénile correspondrait donc à la période où le système racinaire est incapable d'assurer une alimentation en eau suffisante.

2. CARACTÈRE HÉRÉDITAIRE OU ACCOMODAT

Chez *Aphloia* et *Molinæa*, la modification n'a été observée qu'en zone sèche et seulement sur des plantules. Les rejets ont des feuilles de type adulte. Les plantules à feuilles disséquées de ces deux espèces ne seraient donc que les accomodats à la sécheresse.

Si au niveau de la plantule et des jeunes individus la microphyllie peut s'expliquer par un phénomène d'accomodat, il n'en va plus de même pour les rejets de souche qui eux aussi présentent la forme juvénile, chez toutes les autres espèces hétérophylles. Dans le cas d'un arbre coupé, les rejets sont typiquement juvéniles¹ bien que leur alimentation en eau soit surabondante.

Il faut alors admettre que la microphyllie juvénile est une différenciation endogène qui persiste durant toute la vie de la plante.

La morphologie juvénile manifeste la même indépendance envers le milieu au niveau des plantules : elles restent microphylles même lorsque l'alimentation est abondante. Nous avons vérifié ceci sur des jeunes *Dombeya populnea*, *Scolopia heterophylla*, *Zanthoxylum heterophyllum* et *Fatidia mauritiana*, en culture. (Il en est certainement de même chez toutes les espèces ayant à la fois des plantules et des rejets de type juvénile).

L'hétérophylie apparaît donc comme une constante taxonomique chez toutes ces espèces.

On peut penser que ce caractère a été sélectionné par le milieu en raison de sa valeur de survie pour la plante jeune et qu'il est maintenant fixé « génétiquement ». C'est un caractère héréditaire dont l'expression ne dépend plus du milieu : seule la durée de sa manifestation y est soumise. La phase juvénile peut être réduite à quelques années dans un milieu favorable à la croissance ou au contraire durer plusieurs dizaines d'années dans un biotope défavorable.

L'endémicité des espèces hétérophylles (toutes sauf *Aphloia theaeformis*, *Doratoxylon apetalum* et *Ludia mauritiana* qui existent aussi à Madagascar² prouve que l'hétérophylie est apparue sur place et s'est inscrite dans leur patrimoine héréditaire au cours de la spéciation sur ces îles.

La plupart des genres sont représentés hors des Mascareignes par des espèces non hétérophylles.

Pour expliquer l'origine du phénomène, il ne semble pas nécessaire d'invoquer un climat différent dans le passé, puisque l'hétérophylie est reliée de façon significative au biotope actuel des zones les plus sèches des Mascareignes.

3. UN CAS DE NÉOTÉNIE?

Chez toutes les espèces, sauf une, *Carissa xylopicron*, la floraison n'a jamais lieu pendant la phase microphyllie typique telle qu'on l'observe dans les premières années suivant la germination. Dans les conditions extrêmes de la Plaine Corail à Rodrigues, on peut estimer l'âge de certains individus morphologiquement juvéniles à plus de 50 ans. Nous ne les avons jamais trouvés en fleurs ou en fruits.

1. Vérifié sur *Mathurina penduliflora*, les 2 espèces de *Clerodendron*, et *Vitis mappia* (qui est une espèce arborescente du type « arbre-bouteille »).

2. *Aphloia* et *Ludia* n'y sont pas hétérophylles; CAPURON signale un cas d'hétérophylie chez *Doratoxylon*: forme de jeunesse à folioles disséquées; quelques plantules de ce type ont également été trouvées aux Mascareignes.

Un seul individu de *Carissa*, typiquement juvénile, a été trouvé en boutons floraux. Un tel cas de néoténie semble très rare, même chez cette espèce, où il n'a été observé qu'une fois.

En général, la floraison ne se produit que sur les rameaux portant des feuilles proches des dimensions normales telles qu'on les trouve dans les stations plus favorables à la végétation.

La durée de la phase microphyllie est alors réduite à quelques années. La transition vers la phase adulte n'est pas brutale, mais se réalise par toute une série de formes intermédiaires.

A quel moment se produit l'induction florale? Nous avons observé qu'elle peut se produire sur les formes de transition les plus proches de la forme adulte définitive. Chez *Dombeya acutangula*, quatre espèces ont été décrites à partir de ces différentes formes. Nous n'en retenons plus qu'une, basée sur la forme définitive. *Scolopia heterophylla* montre aussi des variations de ce type. En zone sèche, les individus fertiles ont des feuilles d'assez grande taille, de forme presque circulaire (Pl. 1, I). En zone humide, par contre, les arbres de 10-15 m fleurissant et fructifiant normalement ont des feuilles qui restent intermédiaires entre la forme microphyllie et la forme adulte circulaire. Tout ce passe comme si cette espèce n'atteint pas son stade de complet développement morphologique en milieu humide alors qu'elle l'atteint en zone sèche. Des graines prélevées dans les deux milieux donnent des plantules identiques, microphyllies. On peut considérer ces cas comme une tendance vers la néoténie.

4. CAS DES ESPÈCES A TENDANCE HYGROPHILE

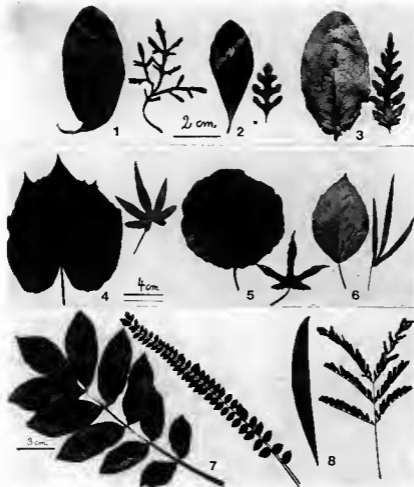
Les observations précédentes sont valables pour la majorité des espèces, celles qui sont xérophiles et dont l'hétérophyllie est un caractère fixé.

Nous avons déjà parlé des espèces qui ne sont hétérophyllies que dans les stations où un déficit hydrique commence à se manifester : *Aphloia*, *Molinæa*. Ces plantes n'étant pas hétérophyllies dans un biotope humide, on peut se demander si la sélection de ce caractère n'est pas en cours dans leurs stations limites. Si la microphyllie des plantules n'est réellement qu'un accommodat à ces biotopes particuliers, les graines de ces espèces, semées en milieu humide, ne devraient donner que des plantules normales, c'est-à-dire développant très rapidement la forme foliaire adulte.

De telles vérifications expérimentales sont encore nécessaires avant de conclure au sujet de ces plantes.

Le comportement de *Doratoxylon* est très voisin, mais contrairement aux deux espèces précédentes, ses rejets sont également microphyllies. Il ne peut s'agir ici d'accommodats. Chez cette espèce, la différenciation entre plantes de zone humide et de zone sèche est donc plus poussée. Il n'y a pas, cependant, dans la morphologie florale, de différences permettant de distinguer des taxons dans cet ensemble.

Que dire des espèces hétérophyllies de forêt humide? L'hétérophyllie du Tamarin des Hauts (*Acacia heterophylla*) est bien connue. La phyllo-



Pl. 4. — 1, *Clerodendron laciniatum*; 2, *Quivisia heterophylla*; 3, *Aphloia theiformis*; 4, *Dombeya acutangula*; 5, *Hibiscus columnaris*; 6, *Hibiscus liliflorus*; 7, *Zanthoxylum heterophyllum*; 8, *Acacia heterophylla*. (Chaque espèce est représentée par un rameau adulte à gauche et juvénile à droite.)

dinisation précoce, qui se retrouve chez tout un groupe d'espèces australiennes, est interprétée comme une adaptation à la sécheresse. C'est une constante phylogénique et les feuilles de jeunesse bipennées sont le « souvenir » d'un caractère ancestral (VASSAL, 1972). Grâce à la plasticité que manifeste le groupe des *Acacia* à phyllodes, l'espèce de La Réunion croît en milieu humide à moyenne altitude en conservant le caractère acquis au cours de l'évolution.

Chez cette espèce l'hétérophylie est donc de nature totalement différente de celle des autres espèces, puisque c'est la phase adulte qui est ici modifiée et la feuille juvénile bipennée qui est « normale ». Il n'y a qu'une ressemblance superficielle avec d'autres espèces hétérophylles ayant des feuilles juvéniles complexes et adultes simples.

Il ne reste donc que *Grangeria borbonica*, *Maillardia borbonica*, *Ficus morifolia* et *Hibiscus liliiflorus*. La modification des feuilles juvéniles est-elle bien une xéromorphose et non pas une ressemblance superficielle avec les autres espèces hétérophylles ?

Si ces espèces sont devenues hétérophylles dans un milieu plus xérique on comprend qu'elles puissent conserver ce caractère dans leur biotope actuel. La nature xéromorphe de la microphyllie juvénile est masquée, dans ce biotope où elle a perdu sa valeur adaptative. Il faudrait alors supposer des variations climatiques dans le passé. Nous n'avons pas d'explication satisfaisante à proposer pour ces espèces.

VI. — LA MICROPHYLLIE JUVÉNILE HORS DES MASCAREIGNES

Si l'hypothèse de la sélection par le milieu est exacte, on doit retrouver le phénomène dans d'autres régions à caractères climatiques semblables.

Dans le pays le plus proche, Madagascar, ce type d'hétérophylie a été peu signalé (*Stereospermum variable*, *Doratoxylon apetalum*, *Terminalia* sp.). Ceci est peut-être dû en grande partie à la complexité de la flore, moins bien explorée dans le détail que celle relativement pauvre des Mascareignes. Dans les provinces occidentales, à climat se rapprochant le plus de celui des Mascareignes, il est probable que le phénomène est plus fréquent qu'il ne paraît. Il serait à rechercher d'abord chez les espèces qui sont encore sempervirentes sous ce climat.

L'hétérophylie est également signalée en Nouvelle-Zélande dont le climat est cependant bien différent de celui de notre archipel. Elle se superpose, pour un certain nombre d'espèces, à une modification très caractéristique du port des jeunes désigné sous le nom de « buisson divariqué » (COCKAYNE, 1911, cité par PHILIPSON, 1963). Une microphyllie juvénile du type de celle des Mascareignes ne se manifeste que chez un petit nombre d'espèces, et l'hétérophylie de certaines d'entre elles est encore compliquée de tropophilie. Les auteurs qui se sont intéressés à ce problème ont des opinions assez divergentes sur la signification des formes juvéniles. COCKAYNE suggère que « le dimorphisme rappelle une période ancienne où les espèces étaient soumises à des conditions écologiques différentes (sécheresse plus grande) des conditions actuelles » (ce qui pourrait correspondre aux espèces hétérophylles-hygrophiles des Mascareignes). Aucune liaison avec l'un ou l'autre des facteurs du climat n'apparaît évidente à WENT (1971) qui pense qu'il ne peut s'agir d'une adaptation au milieu.

WARDLE (1963) admet cependant que le phénomène est une réponse à des conditions actuelles d'un environnement plutôt sec. Mais il semble

que la liaison avec les conditions de milieu apparaisse moins nettement que dans les Mascareignes.

En Nouvelle-Calédonie (VIROT, 1956), le phénomène est également signalé. Là, le climat est plus proche de celui des Mascareignes. Il est donc probable que les cas de microphyllie juvénile soient du même type que les nôtres.

En résumé, les observations se rapportant à l'hétérophyllie faites dans d'autres territoires phytogéographiques sont encore trop fragmentaires pour qu'on puisse affirmer qu'il s'agit d'un phénomène identique à la microphyllie juvénile qui se manifeste dans les Mascareignes.

CONCLUSION

Dans cette étude de l'hétérophyllie au sens restreint où nous l'entendons, nous n'avons abordé que l'aspect biogéographique du phénomène et l'aspect physiologique accessible à l'observation directe (présence de rejets microphylls et modalités de réapparition du stade juvénile).

L'étude du mécanisme de cette métamorphose n'est évidemment possible que par des interventions expérimentales, greffes, transplantations, comme celles réalisées par divers auteurs sur d'autres espèces (DOORENBOS, 1954, sur le lierre, en particulier).

De même, le mode de transmission de l'hétérophyllie, caractère héréditaire, n'est pas élucidé. A quel niveau se situe ce caractère parmi l'ensemble des facteurs héréditaires? Peut-on penser que le milieu a sélectionné chez toutes ces espèces les mutations favorables? L'hypothèse d'un déterminisme purement génique de l'hétérophyllie se heurte à la faible probabilité de telles mutations parallèles dans une quarantaine d'espèces appartenant à des groupes taxonomiques très divers (WENT, 1971). Il faudrait donc envisager un mécanisme héréditaire non chromosomique.

L'analyse biogéographique permet en tout cas d'attribuer au milieu le déterminisme d'ensemble du phénomène. La majorité des espèces hétérophylls sont inféodées à un milieu où leur forme juvénile microphylls a une valeur adaptative certaine.

Dans les îles Mascareignes, l'hétérophyllie apparaît comme une forme biologique particulière, adaptée au climat des régions Sous-le-Vent.

BIBLIOGRAPHIE

- BAKER, J. G. — Flora of Mauritius and the Seychelles, Reeve and Co, London (1877).
BALFOUR, I. B. — Botany of Rodriguez, Phil. Transact. Royal Soc. Lond. 168 (extra vol.) : 302-419 (1879).
CADET, Th. — La végétation des régions calcaires de l'île Rodrigue, Cahiers Centre Univers. Réunion 2 : 1-7 (1972).
COCKAYNE, L. — The vegetation of New-Zealand, ed. 3, Engelmann Ed. (1958).
DOORENBOS, J. — « Rejuvenation » of *Hedera helix* in graft combinations, Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. ser. C, 57 : 99-102 (1954).
JACOB DE CORDEMOY, E. — Flore de l'île de la Réunion, Klincksieck, Paris (1895).

- PHILIPSON, W. R. — Habit in relation to age in New-Zealand trees, *J. Indian Bot. Soc.* 42 A : 167-179 (1963).
- RAUNKIAER, C. — The life forms of plants and statistical plant geography, Oxford, Clarendon Press, 632 p. (1934).
- RIVALS, P. — Études sur la végétation naturelle de l'île de la Réunion, Toulouse, 214 p. (1952).
- SCHNELL, R. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux, 2 vol., Gauthier-Villars, Paris (1971).
- VASSAL, J. — Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia*, *Trav. Lab. For. Toulouse* 1 (8) : 1-125 (1972).
- VAUGHAN, R. E. & WIEHE, P. O. — Studies on the vegetation of Mauritius.
I. — A preliminary survey of the plant communities, *J. Ecol.* 25 (2) : 289-343 (1937).
II. — The effect of environment on certain features of leaf structure, *J. Ecol.* 27 (2) : 263-281 (1939).
- VIROT, R. — La végétation canaque, *Mém. Mus. Hist. Nat., ser. B*, 7 (1956).
- WARDLE, P. — Evolution and distribution of the New-Zealand flora as affected by quaternary climates, *N. Zeal. J. Bot.* 1 (1) : 3-17 (1963).
- WENT, F. W. — Parallel evolution, *Taxon* 20 : 197-226 (1971).
- WIEHE, P. O. — The vegetation of Rodriguez Island, *The Mauritius Bull.* 2 (5) : 279-304 (1949).

F.F. — Mission O.R.S.T.O.M., C/o D.D.A.,
97489 ST-DENIS - LA RÉUNION.
T.C. — Centre Universitaire,
B.P. 5, STE-CLOTILDE - LA RÉUNION.